蝶と蛾 *Tyô to Ga*, **42** (3): 143－161, 1991

アオバセセリ成虫の山頂占有行動について

田下昌志

〒339-07　長野県塩尻市広丘原新田 210-5

Hill-Topping Behaviour of the Indian Awlking, *Choaspes benjaminii japonica* (MURRAY) (Lepidoptera, Hesperiidae)

Masashi TASHITA : 210-5, Harashinden, Hiròoka, Shiojiri-city, Nagano, 399-07 Japan

Abstract　Hill-topping behaviour of the Indian Awlking, *Choaspes benjaminii japonica* (MURRAY), was observed around the top of Mt. Kazura in Nagano. The circular flight of males is possibly mate-searching behaviour. Flying males spaced out the circular flight areas with each other. However, the area was not a territory because no territorial defence was observed. I suggest "continuously flying type" mate-locating strategy of the Indian Awlking is advantageous for catching females which flutter very fast.

Key words　Hesperiidae, the Indian Awlking, *Choaspes benjaminii japonica* (MURRAY), hill-topping, mate-locating behaviour.

は　じ　め　に

Territory（テリトリー；縄ばり）という語句を一般に広めたのは，HOWARD（1920）であるとされている．その後テリトリーの研究は，特に鳥類を中心にして行われてきた．一方，蝶類についてテリトリーが存在するかという問題に対しては，NOBLE（1939）によるテリトリーの定義 "any defended area" に照らし合わせて，厳密な意味でのその存在に疑問をなげかける意見もみかけられる（SUZUKI, 1976）．筆者は，テリトリーを "同種の他個体の侵入から防衛された空間" と解釈し，アオバセセリの山頂占有行動がいわゆるテリトリー行動に該当するかどうかについて調査した．

アオバセセリ，*Choaspes benjaminii japonica* (MURRAY) は，本州以南に分布する大型のセセリチョウで，長野県では5月～6月に1化（越冬世代成虫）が，8月に2化（第一世代成虫）が羽化する．成虫は，主として午後，山頂付近の山林内の空所において旋回飛翔あるいは往復飛翔しながら一定の空間を占有する習性があるとされており（福田ら，1984），筆者も京都府瓜生山山頂（標高 301 m，1982年5月13日15：00～17：00），高知県室戸岬尾垂山（標高 242 m，1989年9月15日16：30）などで実際に観察してきた．

アオバセセリの山頂占有行動は，ほとんど静止することのない連続飛翔型であるため，占有している範囲が特定しやすく，勢力の強さを占有空間の面積として表現しやすいという利点がある反面，飛翔行動がきわめて速いため，雌雄の識別が全く困難であるとともに，先住者と侵入者の区別など，個体の特定がしにくいという難点がある．

この報文では，長野県長野市葛山山頂（標高 812 m）において調査したアオバセセリについて，山頂における連続飛翔行動が厳密な意味でのテリトリー行動であるかを検討し，当行動が探雌のための行動（mate-
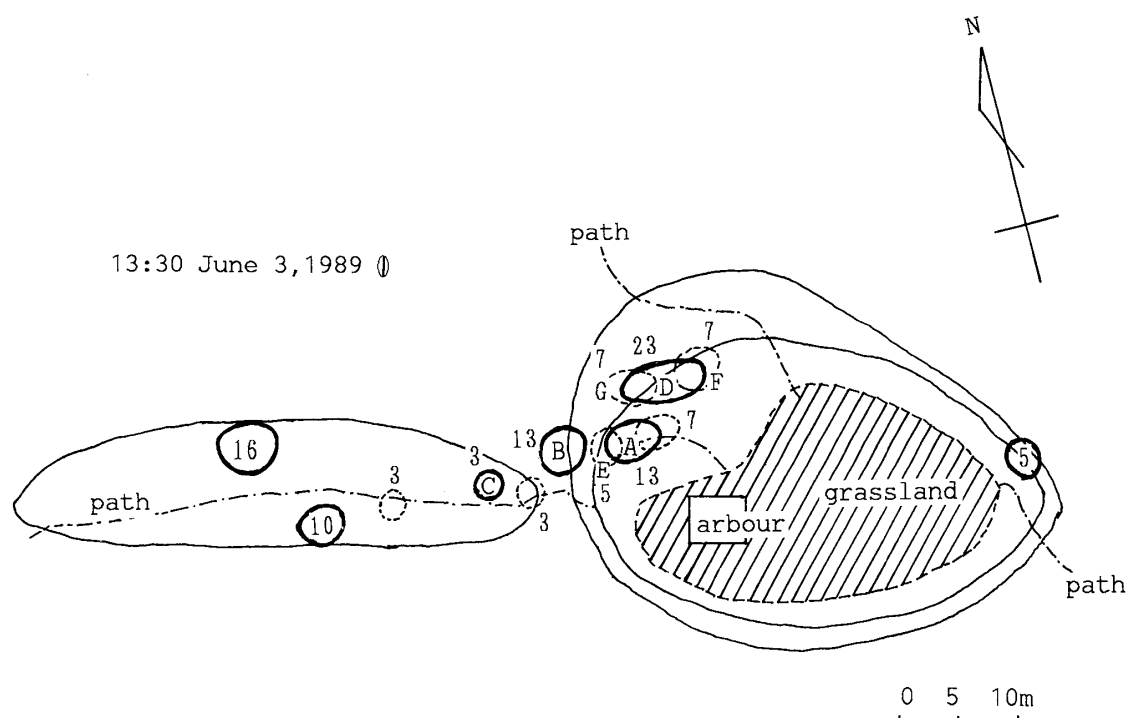
Fig. 1. Hill-topping areas of seven individuals of *C. benjaminii japonica* observed on June 3, 1989 (◯) around the top of Mt. Kazura. The broken line (◌) shows the hill-topping areas observed on the other days. The number indicates the size of hill-topping area (m^2).

searching behaviour）であることを確認した後，配偶行動における当行動の成立要因について考察していきたい．

なお，本文中で筆者は“占有”という語を用いたが，これはあくまでも“空間を1個体により所有する”意で用い，いわゆるテリトリーを意味しての使用ではない．

本報文を書くにあたり，浜栄一氏にはテリトリーについて，里中正紀氏には配偶行動との関係について御教示いただいた．また，Sarah Shepherd 氏には，summary の校閲をお願いした．改めて感謝する次第である．

調査地の概要

調査を行った長野市葛山は長野市の北西に位置し，標高812 m である．山頂付近は，旭山(標高785 m)，大峰山（標高832 m），地付山（標高733 m）などとともに大峰面群の一部とされ，比較的平坦な地形を呈している．これらの山陵は，善光寺平との比高でおよそ350 m を有しており，下刻する渓流との間に急斜面を形成している．葛山の南斜面はカラマツが植林されており，北斜面はコナラを主とする落葉広葉樹林が発達している．頂上付近は，コナラを主とする落葉広葉樹と，公園化のために人工的に作られたシバ，ススキ草原，およびその周囲に植栽されたサクラ類などから構成されている．また，アオバセセリは葛山の他，旭山，大峰山などの山頂でも観察されている．

調査の方法

調査は，1988年6月5日10：00～16：30，8月9日8：00～17：30の2日間，1989年には，5月20日13：30～16：30，27日10：00～16：30，30日9：30～16：00，6月3日13：00～17：30，11日13：00～17：00，17日12：30～16：00，8月11日13：00～18：00，18日13：00～18：30の8日間，1990年には，6月2日13：30～17：00，3日11：30～16：00，8月18日16：00～18：00の3日間の合計13日間行った．

まず，葛山山頂で最も早い時間帯から占有行動が観察される占有空間（A，D）（Fig.1）に現れる個体を中心として，30分の間に10分間ずつ1～2回，一定域内で旋回飛翔する個体が，侵入個体に反応した時点から通常の旋回飛翔に復帰するまでの継続時間，あるいは旋回飛翔中に別の行動様式（静止行動）を示した継続時間をストップウオッチにより測定した．この時，測定時間は秒単位に切り上げた．侵入個体については種名を併記した．

また，10分間の継続調査ごとの間に，山頂付近におけるテリトリーの分布状況を調査した．1988年6月5日，1989年5月27日，6月3日，1990年6月2日，3日，8月18日には，比較用のサンプルを得るため旋回個体を採取した．

気温は，四阿内の地上1.0mにおいて30分ごとに測定した．

照度の測定については，一眼レフカメラ（ペンタックススーパーA）に100mm F4のマイクロレンズを装着した状態で，シャッタースピードを1/15に固定したうえ，適正露出が得られるしぼり値（F値）を記録した．この時，太陽光線を背負う方向で測定している．
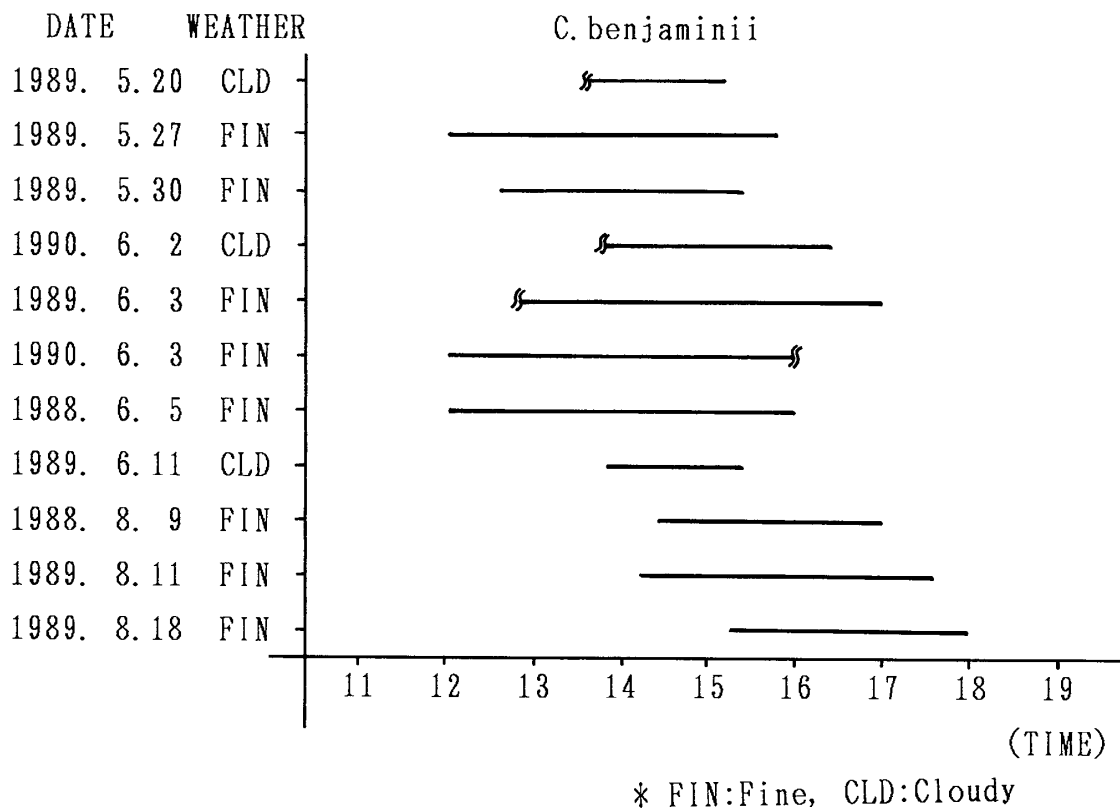
Fig. 2. The time in which hill-topping behaviour of *C. benjaminii japonica* was observed.

調 査 結 果

葛山山頂付近で観察された占有空間の分布を Fig. 1 に示す．1989 年 6 月 3 日には，占有行動を示す個体が最大となり合計 7 箇所で観察された．占有空間は，落葉広葉樹の育つ尾根の北縁に多く形成された．図には占有空間のおよその面積(m^2)を表示した．占有個体は，侵入個体がいない時には図の丸枠内で旋回飛翔しているが，一旦侵入個体が現れると即座に反応し，時には占有空間を著しく逸脱して追飛した．この図から，アオバセセリでは相互に間置き（space out）されているのが理解できる．また占有行動を示している個体は，採集して確認した 23 個体について総て雄であった．

別々の個体による占有空間が隣接して成立している場合に，占有空間の移動とともに重複が生じ 1 個体がらせん飛翔（spiral flight）の後，占有空間を放棄する例が時々観察され，1990 年 6 月 3 日 14：38 には，占有空間 F と G のうちの 1 個体が空間を放棄し，占有空間 D が形成された．

Fig. 2 には，アオバセセリの占有行動が観察された時間帯を示した．8 月のデータは 2 化のものである．占有行動の見られた時間帯は，1 化でおよそ 12：00～16：00，2 化でおよそ 14：30～17：30 となり，2 化では時間帯が遅れる傾向にある．

次に，占有行動の開始時刻，終了時刻と気温との関係を Fig. 3 に示した．開始時刻については，1 化，2 化ともあまり気温に影響されていないが，終了時刻は，1 化では気温が高い程遅くなることが示された．

Fig. 4 には，占有終了時における気温と相対照度の関係を表した．1 化では，気温の高い方がやや暗くなるまで（およそ F 8）活動する傾向が認められ，2 化では，さらに暗くなるまで（F 4 以下）活動が認められた．

占有個体が侵入個体を追飛して再び元の旋回飛翔に戻るまでの時間（反応時間）をその対象物ごとに Fig.
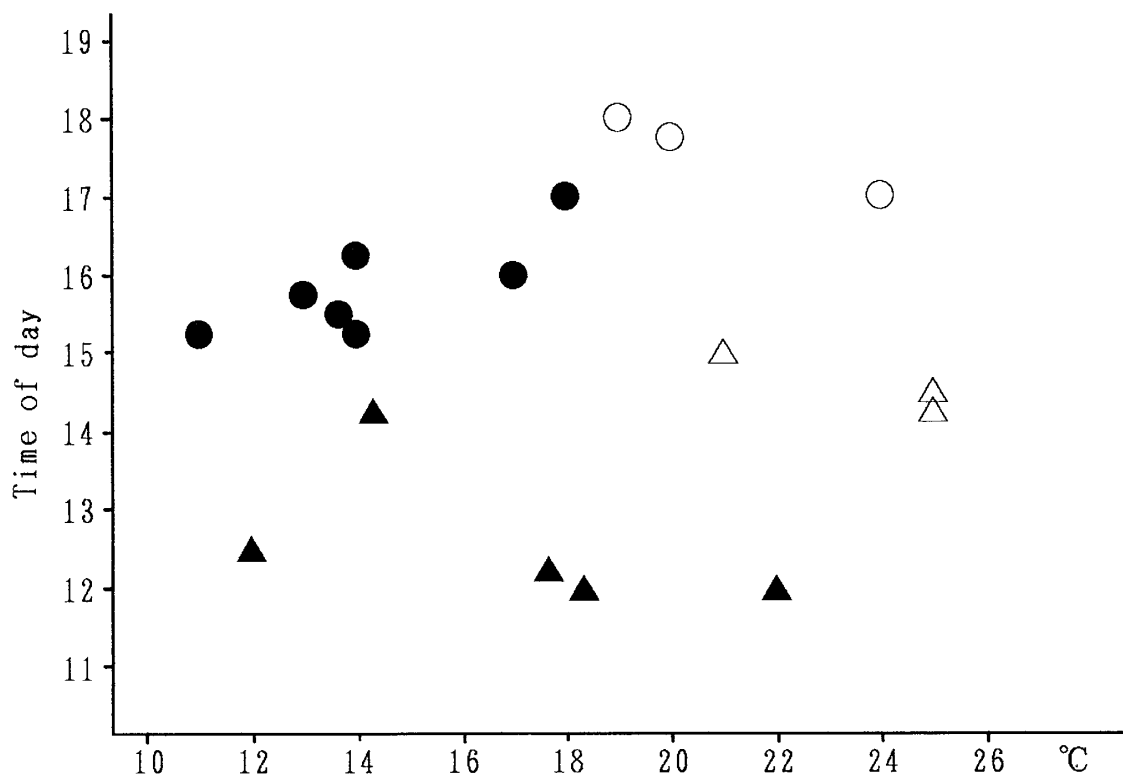
Fig. 3. Relationship between the temperature and the time of appearance (▲ : 1st brood, △ : 2nd brood) or disappearance (● : 1st brood, ○ : 2nd brood) of *C. benjaminii japonica* around the top of Mt. Kazura.

5に示した．図は対象物の大きい順に左から並べ，データは平均値とともに標準偏差で表した．アオバセセリは同種の他個体の侵入に対し，長時間に及ぶ追飛行動を示している．スミナガシ，*Dichorragia nesimachus* (DOYÈRE)，アカタテハ，*Vanessa indica* (HERBST) のように飛翔速度，飛翔時の色調，大きさなどアオバセセリと比較的形態のよく似た種類については，反応時間が長い傾向がある．また，アオバセセリより小さな物体にはあまり反応しておらず，より大きな物体を強く追っていることがわかる．参考に，“テリトリー行動”を示すスミナガシが同種の他個体に対して示す反応時間は，平均28.7秒（n=18）でやはり長い傾向が伺えた．

占有個体が侵入個体に対して示す行動様式を Fig. 6に示した．侵入個体が同種の場合には，占有個体は即座に突進し（6－①），らせん飛翔（spiral flight）となった後（6－②），相手を下方に抑え込もうとするような行動（descending flight）を示し，次いで追跡飛翔（chasing）となって占有空間を大きく逸脱した．2番目の descending flight は見られない場合もあり，また，descending flight のまえに chasing を示す場合もしばしば見られた．スミナガシやアカタテハのように，侵入個体が“テリトリー行動”を持つ種類の場合には，spiral flight が続いた後に chasing へ移行した．その他の侵入個体については，占有者の一方的な行動により，みじかい spiral flight や chasing が観察された．

Figs. 7－1，7－2には，占有空間へ侵入したアオバセセリとスミナガシの10分間当たりの平均個体数の日周変化を観察日ごとに示した．これは，頂上へのおよその飛来個体数と読み替えられるが，アオバセセリの個体数の変化は，概ね占有行動の中期にピークをもつ山型をしており，活動後期で飛来個体数が減少している．また，スミナガシでは，活動初期に占有空間への侵入が顕著で，次第に減少している．

Figs. 8－1，8－2には，占有者であるアオバセセリが，同種の他個体の1回の侵入に対して反応し続けていた時間の日周変化を観察日ごとに示した．占有行動を開始した当初では，平均40秒程度時間を費やしていたが，時間の経過とともに減少し，占有終了時近くでは，およそ10～20秒となり反応の程度が弱くなっていることがわかる．

Fig. 9には，同じくスミナガシの侵入に対して示した反応時間の変化を表した．スミナガシに対する反応
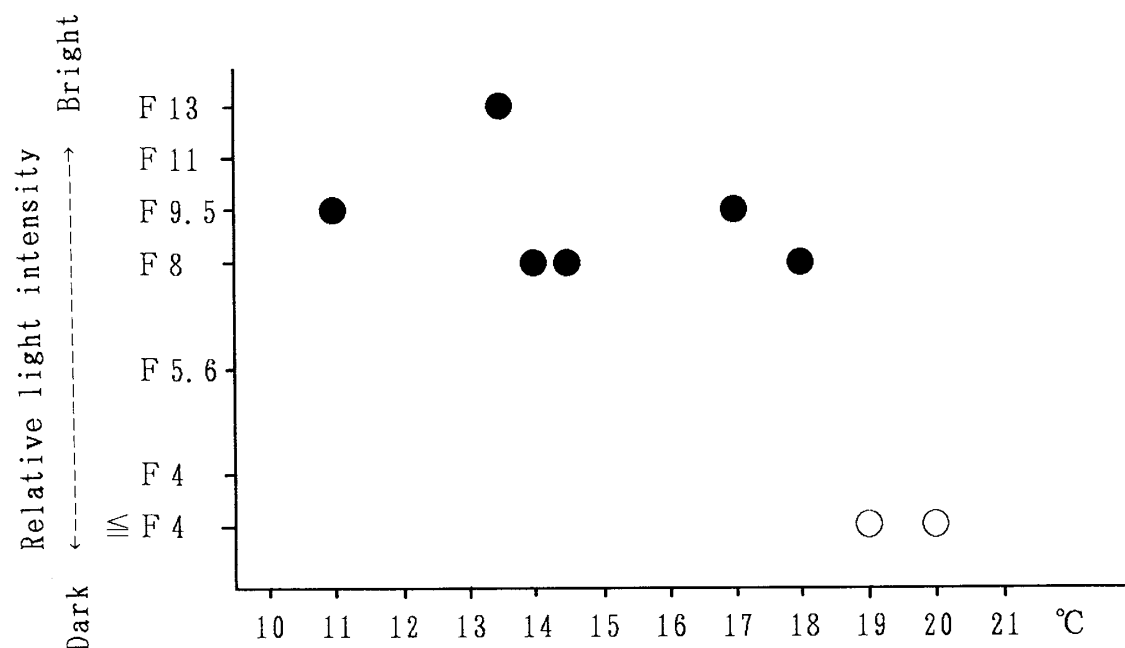
Fig. 4. Relationship between the temperature and the relative light intensity when *C. benjaminii japonica* disappeared from the top of Mt. Kazura (● : 1st brood, ○ : 2nd brood).

sec

60, 40, 35, 30, 25, 20, 15, 10, 5, 0

Chasing time

Object	n
Papilio bianor , Papilio maackii	n=18
Papilio machaon	n= 1
Neope niphonica	n= 4
Vanessa indica	n=14
Dichorragia nesimachus	n=59
Choaspes benjaminii	n=70
Celastrina argiolus	n= 5

Large ←———————→ Small

sec

60, 40, 35, 30, 25, 20, 15, 10, 5, 0

Object	n
Hirundo sp.	n= 4
leaf	n= 3
Coleoptera	n= 5
Lepidoptera (small moth)	n= 5
Hymenoptera	n= 7
Diptera	n=16

Large ←———→ Small

Size of the objects chased by C. benjaminii

Fig. 5. The objects and the average time chased by *C. benjaminii japonica* (········: standard deviation, n : the number of data).

① ② ③
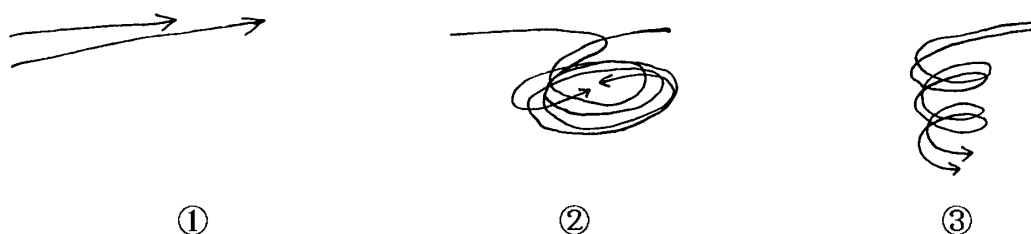
Fig. 6. Movement patterns of hill-topping behaviour in male *C. benjaminii japonica* against intruders. ① chasing ② spiral flight ③ descending flight.
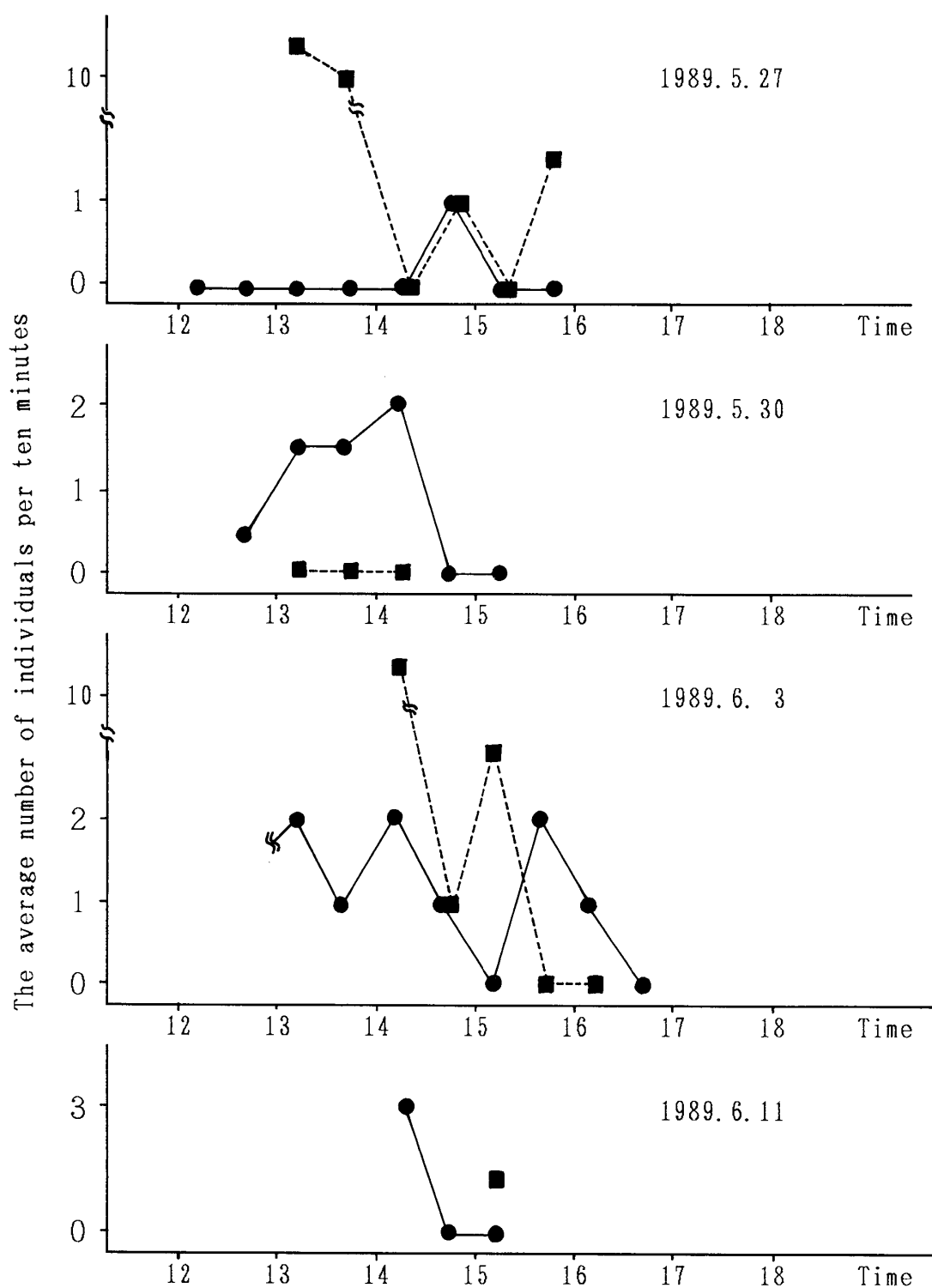
Fig. 7-1. Changes in the average number of individuals of *C. benjaminii japonica* (——●——) and *D. nesimachus* (······■······) chased by *C. benjaminii japonica* in the 1st brood per ten minutes.
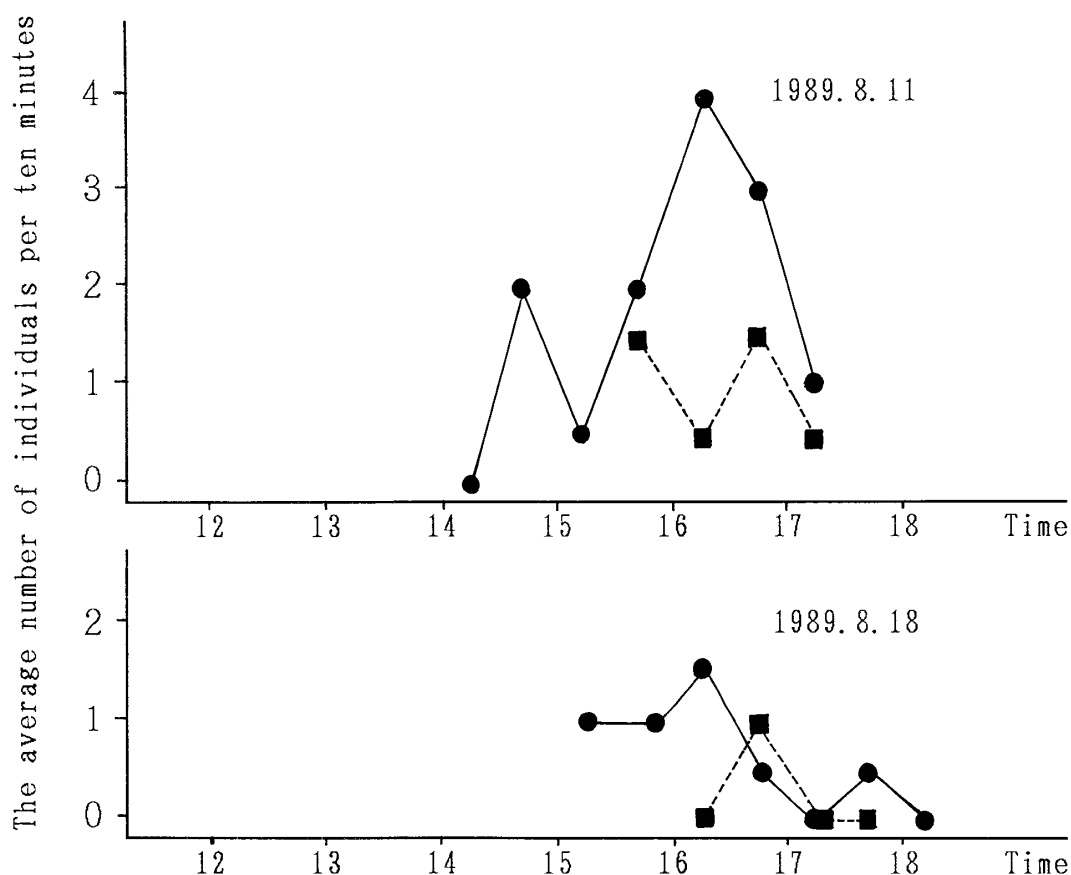
Fig. 7－2. Changes in the average number of individuals of *C. benjaminii japonica* (——●——) and *D. nesimachus* (------■------) chased by *C. benjaminii japonica* in the 2nd brood per ten minutes.

は，スミナガシが占有行動を開始した当初では，平均10秒程度であったのに対し，次第に減少傾向を示し終了時では半減していることがわかる．

Fig. 10には，占有者であるアオバセセリが同種の他個体の侵入に対して示した反応時間を気温との関係で示した．気温が低下しても反応時間へは影響しなかった．また，Fig. 11には，アオバセセリの占有空間と重複してスミナガシの“占有空間”が生じた場合でのアオバセセリのスミナガシへの反応時間の減少例を示した．スミナガシが侵入してきた当初は，spiral flightの後にchasingが観察されるが，時間の経過とともにchasingを全くしなくなっている．全く同様の事例が1989年5月27日13：10～13：20にも観察されている．

調査期間中たった1度だけ配偶行動が観察された．1989年5月27日14：20頃，Fig. 1に示した占有空間（A）へ雌が北側から侵入．雄は突進し，即座にspiral flightを行った．その後，descending flightになり，しばらく継続した後chasingを行い，空中で突然2体が一緒になり，占有空間（A）内のサクラの樹上，地上およそ4.0 mの葉裏に静止した．この時すでに交尾結合済みであった．占有雄の突進から交尾に到るまでおよそ40秒かかった．この時の様子をFig. 12に，交尾個体をFig. 13に示す．配偶行動時の行動パターンは，占有空間への同種の他個体の侵入時と相違は見いだされなかった．交尾は，アオバセセリの占有行動が終了する時間帯になっても続行され，16：30に同個体に刺激を与えたところ，同個体は飛翔することなく交尾体のまま地上に落下した．したがって，交尾は少なくとも2時間は継続されることがわかる．
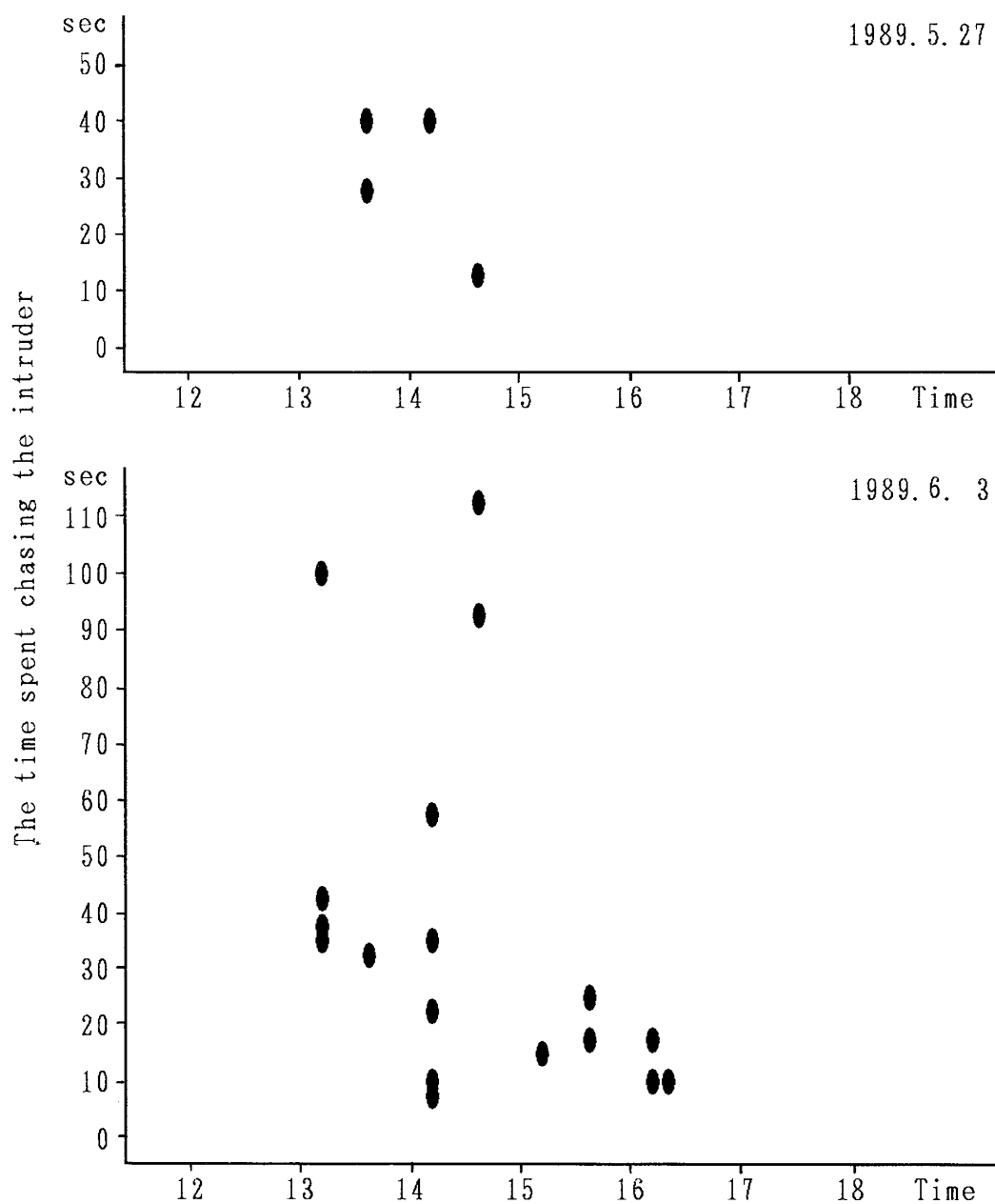
Fig. 8－1. The time *C. benjaminii japonica* spent chasing the intruder of other *C. benjaminii* individuals in the 1st brood.

また，交尾成立後，数分して別の個体が空間（A）を占有したが，占有個体はこの交尾体が占有空間内にいるにもかかわらず全く反応を示さなかった．

次に，占有個体が占有行動中に示した静止行動について示す．Fig. 14 には，気温と 10 分間当たりに測定された静止継続時間の和との関係を示した．1 化，2 化とも 18.5℃前後を境として，それより低温であると静止することが示された．逆に 19℃以上では，2 化の 1 例を除いて静止する個体は観察されず，いずれも同一空間を 10 分間静止することなく飛翔し続けている．また，Fig. 15 には，1989 年 5 月 27 日における 10 分間当たり静止時間の累計について日周変化例を示した．特に活動後期に静止時間が増加することはなかった．
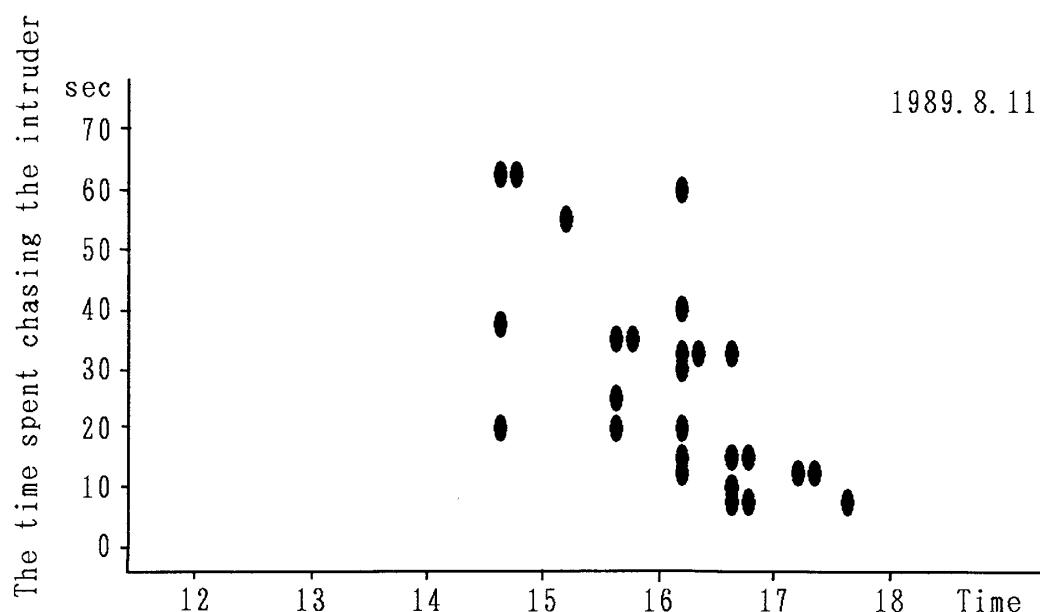
Fig. 8－2. The time *C. benjaminii japonica* spent chasing the intruder of other *C. benjaminii* individuals in the 2nd brood.

アオバセセリの占有行動中の静止行動は，頭部を葉の基部へ向けて葉表で行われる．この時翅は閉じられ，静止時間は平均 13.5 秒，最高 48 秒（n＝119）であった．また，葉の裏面に静止することも観察され，この場合の静止時間は，平均 484.8 秒，最高 1500 秒（n＝6）と長くなるとともに，個体はしばしば翅を振動させる行動をとった．静止行動では，スミナガシに見られるような，体を反転し飛翔空間に対峙する行動は観察されない．また，静止している時には，テリトリー内に侵入する個体がいても反応しない場合が多く，1989 年 5 月 30 日の例では，13：45 頃，14：15 頃，14：50 頃の 3 回，静止個体が占有していた空間へ同種の別個体が侵入したが，静止個体は全く反応を示さなかった．成虫は，夕方静止時間が長びくことがあっても，最終的には必ず山頂から飛び去っており，1989 年 5 月 27 日には，13 秒-5 秒-16 秒-7 秒-3 秒-13 秒-11 秒-2 秒と静止行動を示した後，15：50（18℃）に，5 月 30 日には，7 秒-17 秒-11 秒-4 秒-11 秒-16 秒-10 秒-3 秒-7 秒と静止行動を示し，次いで 15 分間連続飛翔した後，15：28（11℃）に，また 6 月 11 日には，2 秒-7 秒-9 秒-8 秒-9 秒-10 秒-9 秒-8 秒-10 秒-14 秒-2 秒-4 秒-16 秒-20 秒-15 秒と静止行動を示した後，15：34（13.5℃）に，それぞれ北斜面方向へ飛び去っている．

Fig. 16 には，採集して確認した 16 個体について，占有空間のおよその面積と翅の損傷度との関係を示した．翅の損傷度は個体の日齢に関係すると思われるが，翅の新鮮な個体が翅の破損の激しい個体に比べて占有面積が広い傾向が認められる．また，併せて前翅長を記号により表示したが，前翅長と占有面積の関係についての相関関係は認められなかった．

考　　察

Fig. 1 に示したようにアオバセセリの山頂付近での旋回飛翔行動では，間置きは確実になされている．渡辺（1988）は，テリトリーの定義について “an area spacing out by means of any interactions with others” とし，かなり広い意味でテリトリーを解釈しているが，筆者はテリトリーはあくまでも “防衛” される空間であるという点を考慮して考察していくことにする．

アオバセセリの占有行動における終了時間については，Fig. 3 より，特に 1 化では気温によってある程度
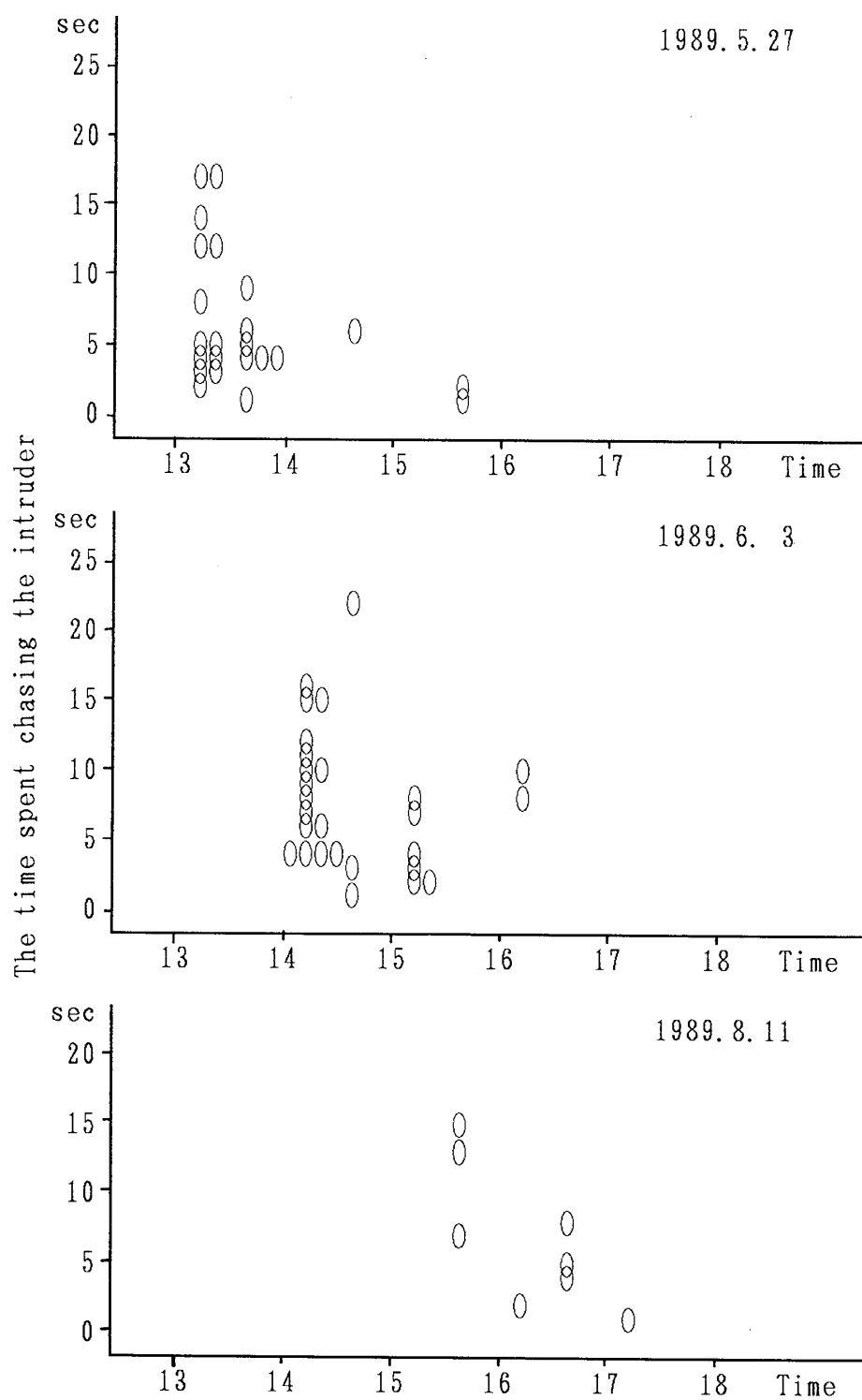
Fig. 9. The time *C. benjaminii japonica* spent chasing the intruder of *D. nesimachus*.
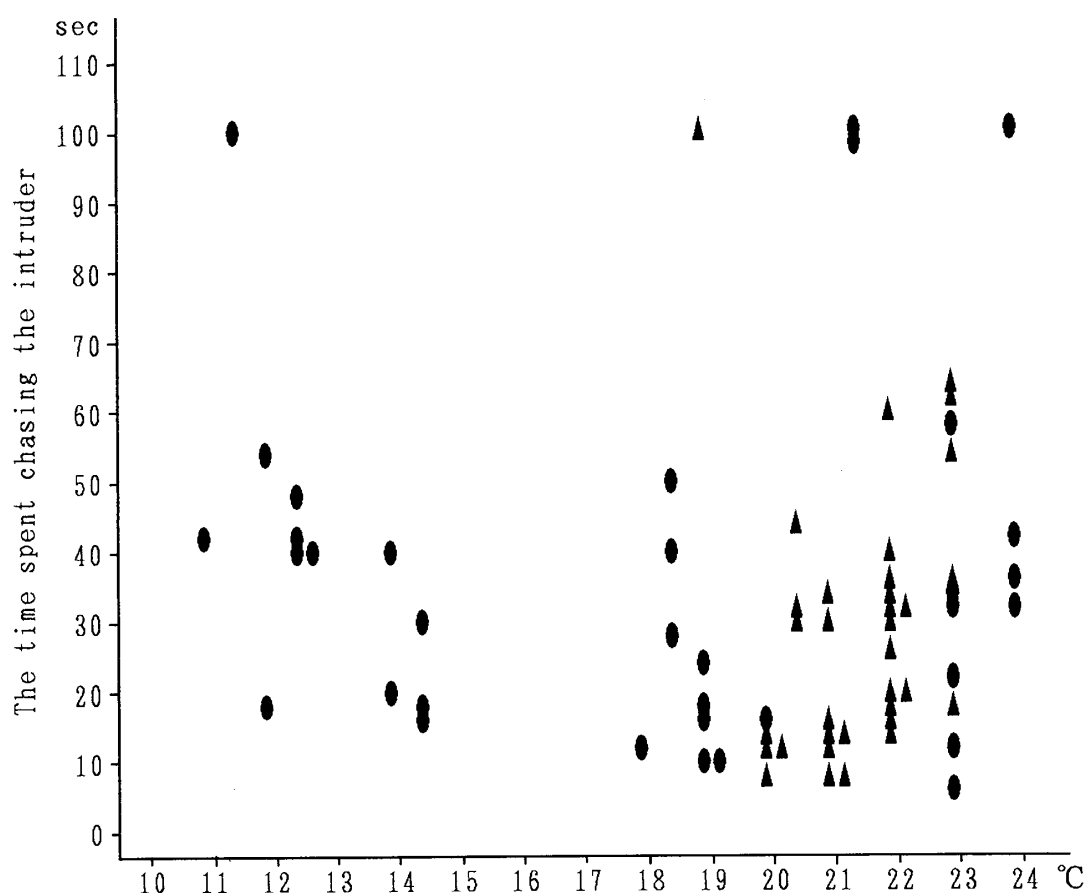
Fig. 10. Relationship between the temperature and the time *C. benjaminii japonica* spent chasing the intruder of *C. benjaminii* (● : 1st brood, ▲ : 2nd brood).

行動が制限されているが，最終的には Fig. 4 に示したように照度に影響されると思われる．Fig. 14 を見てもわかるように，低温は成虫が一定の空間を中心として他個体を追飛する行動を抑制している．

占有する個体の性別については，発生後期などの特別な環境において雌による占有例(浜，1987，1988；里中，1990)の報告がなされているが，大部分は雄によるものとされており，サトキマダラヒカゲ，*Neope goschkevitschii* (MÉNÉTRIÈS)（高橋，1973），ベニシジミ，*Lycaena phlaeas* (LINNAEUS)（SUZUKI，1976）などで報告されている．アオバセセリの場合，筆者が確認した京都府瓜生山山頂の 5 個体，高知県室戸岬垂尾山山頂の 1 個体を含め合計 29 個体についてすべて雄であった．また，占有行動中に配偶行動，交尾成立が 1 例だが観察されており，この占有行動は雄による探雌のための行動（mate-searching behaviour）であると思われる．雄は，活動に必要なエネルギーを摂取する以外は，配偶者獲得に最大の努力を払う方が自分の遺伝子を多く残すことができ，生存価を高めることができるものと思われ，日周活動の大半を占める占有行動は，配偶のための行動と考えるのが妥当と思われる．しかし，磯部（1980）がキアゲハ，*Papilio machaon* LINNAEUS について指摘しているように，一般的に雌成虫が占有領域内へ飛来し交尾が成立する例は，極めて稀にしか観察されていない．

先住効果について，翅の状態による個体識別により確認を試みたがはっきりしなかった．ESS の論理によると戦うことにより得られる利益が，戦うことによる損失より小さい時，ブルジョワ戦略が成立する（MAYNARD SMITH，1976）とされており，蝶類では，タテハモドキ，*Precis almana* (LINNAEUS)（福田，1962），アカタテハ（中西，1975），Speckled Wood Butterfly, *Pararge aegeria* (LINNAEUS)(DAVIES，1978）等により先住効果が報告されるとともに，Speckled Wood Butterfly についてはブルジョワ戦略のモデル
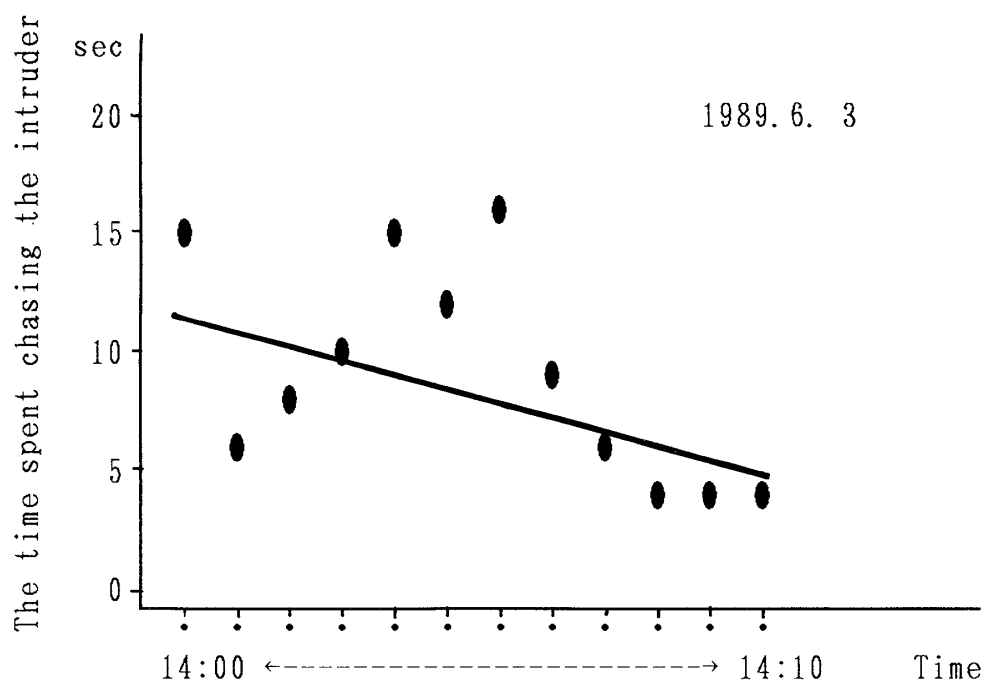
Fig. 11. Changes in the time *C. benjaminii japonica* spent chasing the intruder of *D. nesimachus* for ten minutes from 14:00 to 14:10.
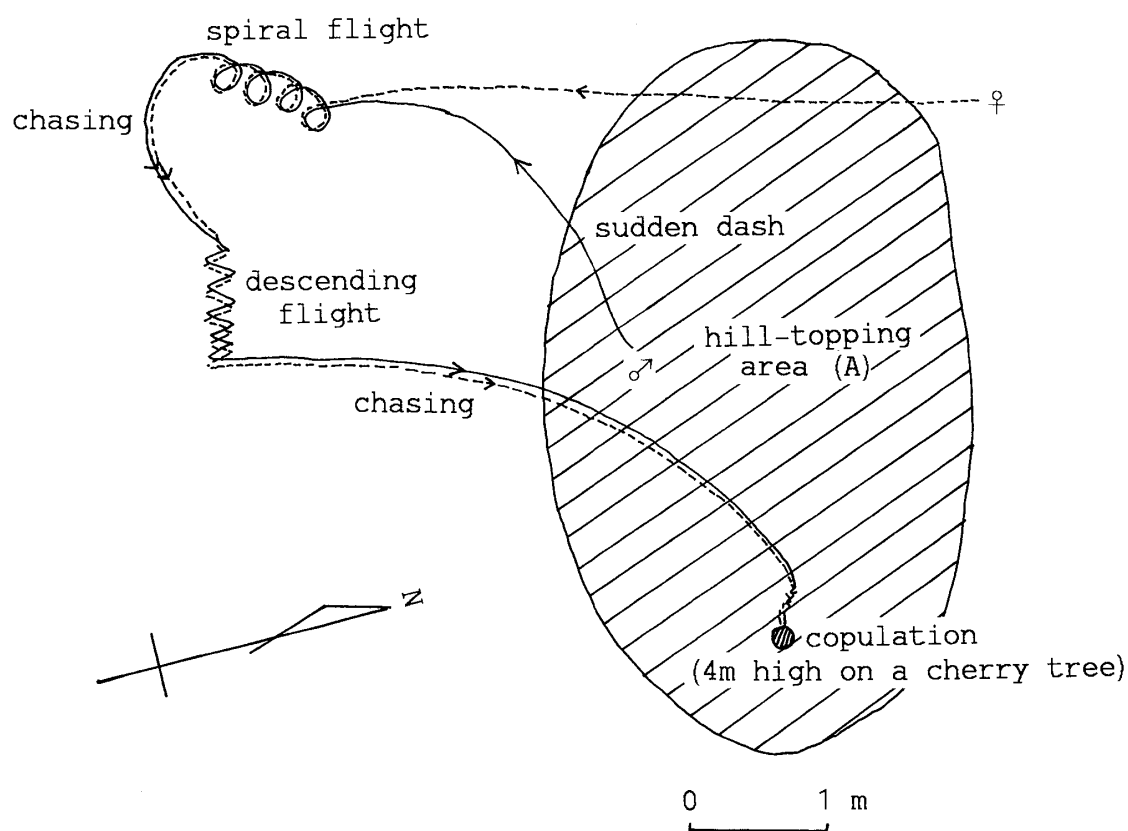
Fig. 12. Courtship behaviour of *C. benjaminii japonica* observed on May 27, 1989 at the top of Mt. Kazura (● : hill-topping area (A) indicated in Fig. 1).

ともなっている．筆者は，蝶類の場合，1つの空間にこだわることなく，その周辺で待機しても交尾の可能性はあるので，あえて戦う必要はなく先住効果が発達し得るのではないかと考えている．なお，蝶類について，占有者とスニーカーという混合戦略について詳細な報告はなされていない．Fig. 16 では，新鮮な個体が翅の破損した個体と比較して，面積の広い空間を占有している傾向が示されたが，これは，隣接する占有空間を有する個体間で干渉が生じた場合，あるいは，占有空間に定位することができない程，時間的に近接して2個体が同じ場所において占有行動を開始した場合，両個体の反応性の強さ（執着力）の差により占有個体が決定されているのであろう．

Fig. 13. Copulation of *C. benjaminii japonica* on a cherry tree (left : ♀, right : ♂).
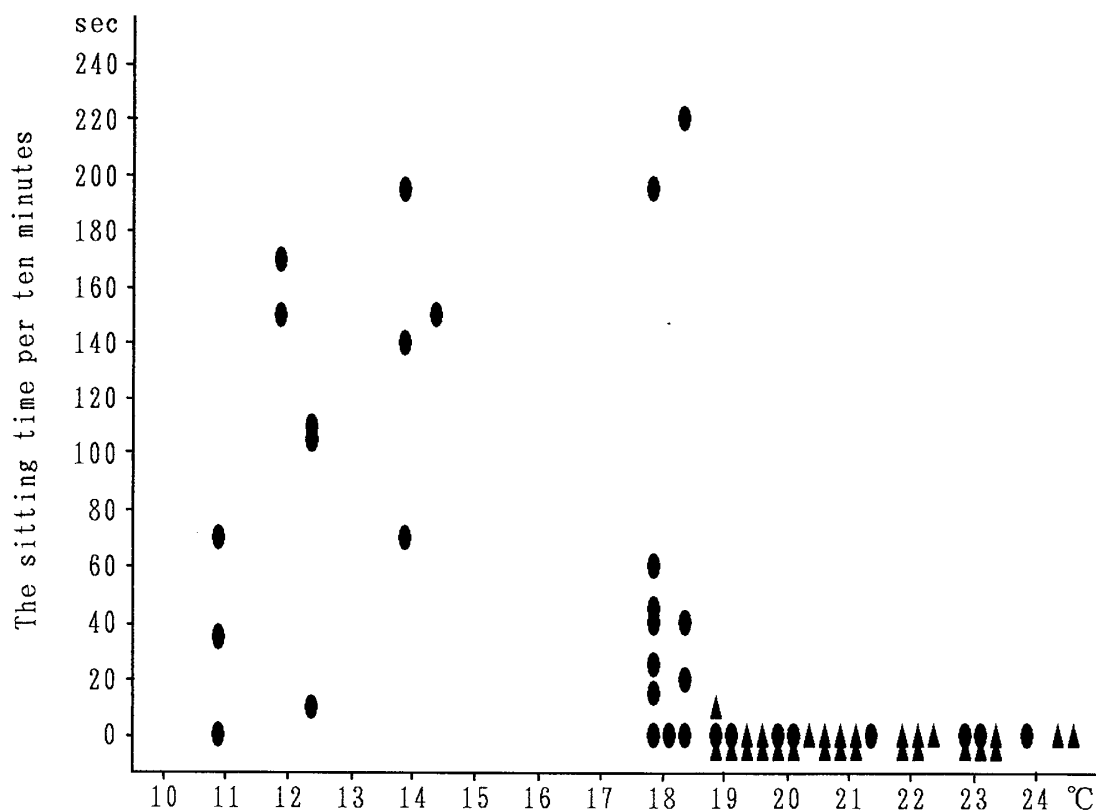
Fig. 14. Relationship between the temperature and the perching time of *C. benjaminii japonica* per ten minutes in the study site (● : 1st brood, ▲ : 2nd brood).
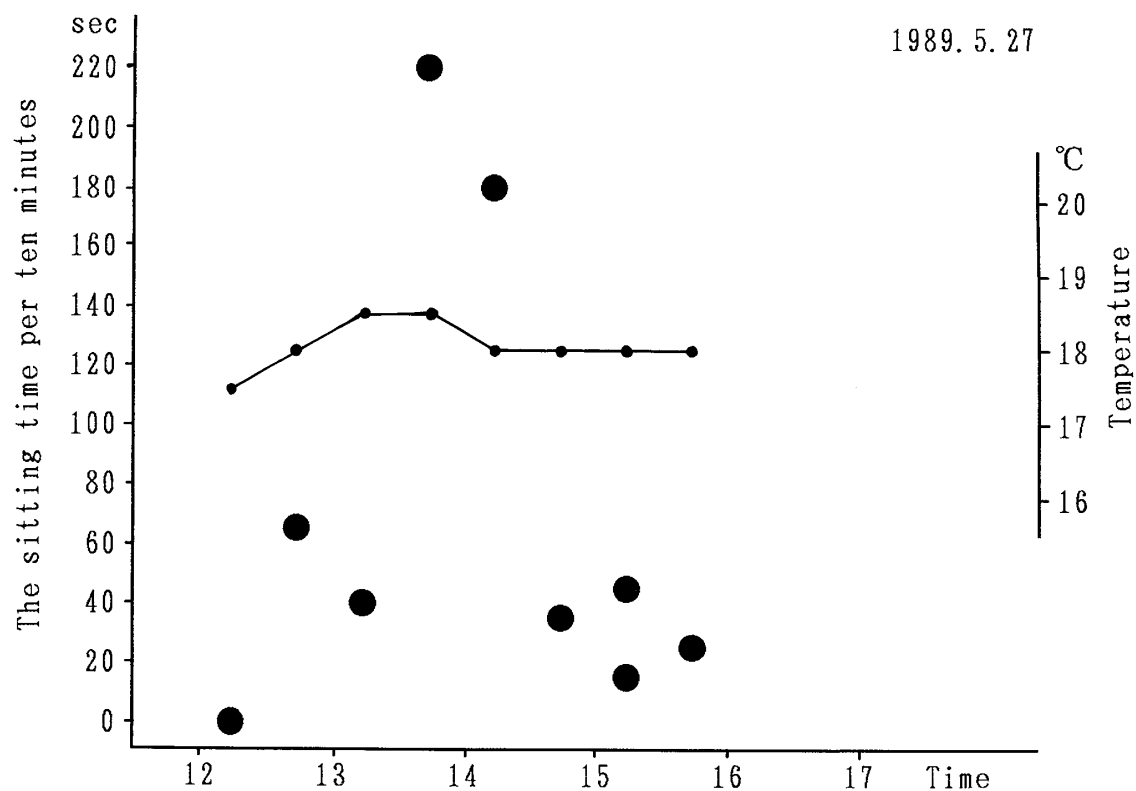
Fig. 15. Changes in the perching time of *C. benjaminii japonica* per ten minutes on May 27, 1989.
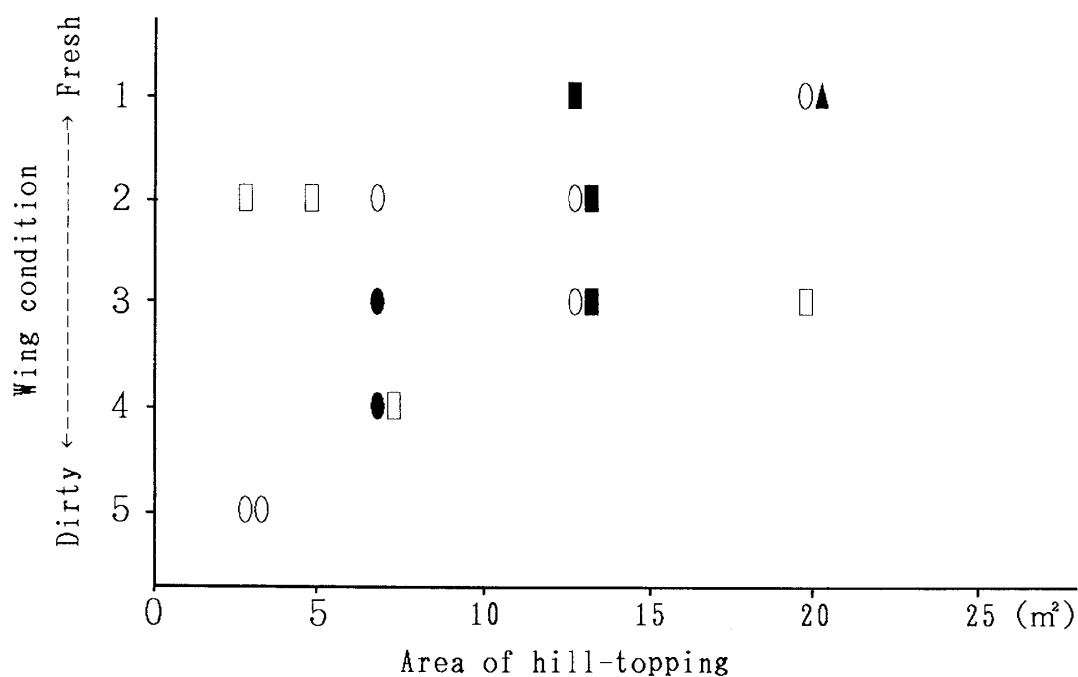
Fig. 16. Relationship between hill-topping area (m^2) and wing condition of *C. benjaminii japonica* (forewing length ; ● : 27mm, ○ : 26mm, ■ : 25mm, □ : 24mm, ▲ : 23mm).

Fig. 5 より，アオバセセリは，同種の他個体の侵入に対し極端に長い時間反応を示している．この中では，一方的な descending flight や一方的な chasing による占有領域からの著しい逸脱が観察される．こうした行動は，最初から雌雄の識別ができているとすると，定位している占有空間においてさえ交尾できる可能性が少ないにもかかわらず，テリトリーを他の雄から守るためにテリトリーを大きく逸脱して雄に対してかなり長い時間をさくことが，この個体にとって利益になり得るのであろうか．

また，アオバセセリにとって全く利益にならないと考えられる他種を追飛していることや，アオバセセリの雌と雄では，形態（大きさ，色），飛翔速度が特に似ている上，アオバセセリに類似した形態，飛翔速度を有するスミナガシやアカタテハに対して比較的強く反応していること，Figs. 8－1，8－2 と Fig. 9 からわかるように，アオバセセリへの反応性が強いときにスミナガシへの反応性も強くなっていること，さらには，Figs. 8－1，8－2 や Fig. 9，Fig. 10，Fig. 11 から反応の強さは時間の経過とともに次第に薄れていく（気温には無関係に）傾向があることなどから，アオバセセリの山頂占有行動は，侵入個体が総て同種類の雌であると誤認しての行動であると思われる．言い換えると一定の空間を守るために戦う行動ではないと言えるのではなかろうか．このように考えるとアオバセセリの山頂占有行動は，テリトリー行動ではないとすべきである．しかし，結果的には，一定の空間が 1 個体により長い時間所有され，テリトリーとして保持されているように見えるのである．筆者は，アオバセセリに限らず蝶類全般に渡って厳密な意味でのテリトリーは存在しないのではないかと考えている．

SUZUKI (1976) は，ベニシジミ雄の"テリトリー"行動中に，同種の雄に対し雌であるかのように交尾を試みる例を観察しており，雄の接近行動は同種かどうかの確認のためだけに行われると結論している．こうした例は，配偶様式の別のパターンである探索型（patrolling type）においても観察されている．田下（1987）は，探索型の配偶行動を示すフタスジチョウ，*Neptis rivularis* (SCOPOLI) において，近似種であるホシミスジ，*N. pryeri* BUTLER に対して雌であるかのように交尾を試みる例やホシミスジを追飛する行動を観察しているが，これは明らかに色彩パターンの似た他個体を雌と見誤っての行動と判断される．他にも，モン

Table 1. Types of mate-searching behaviour and the fluttering speed of male adults observed around the top of Mt. Kazura.

Relative fluttering speed	patrolling type (探索型)	waiting type (待ち伏せ型)				
			at point			
		on line (蝶道型)	sitting type			flying type
			grasses	lower trees	higher trees	
Higher						アオバセセリ
			クロヒカゲ ベニシジミ ダイミョウセセリ	スミナガシ アカタテハ ジョウザンミドリ		(アオスジアゲハ)
	ミドリヒョウモン クモガタヒョウモン モンキチョウ	ミヤマカラスアゲハ カラスアゲハ モンキアゲハ クロアゲハ	キアゲハ ヘリグロチャバネ スジグロチャバネ ミヤマセセリ		オオムラサキ ゴマダラチョウ	
	キマダラモドキ エゾスジグロシロチョウ キチョウ コジャノメ			ヤマキマダラヒカゲ		
Lower	ウスバシロチョウ ゴイシシジミ		ジャノメチョウ ※1			

※1　一点に戻り翅を広げる行動や 2 頭での spiral flight が普通に観察されたのであえて加えたが特殊な場合と考えられる．

シロチョウ，*Pieris rapae* (LINNAEUS) が集団でスジグロシロチョウ，*Pieris melete* MÉNÉTRIÈS を追飛した例等があるが（福田他，1975），これも“他種を排除”し，“種全体の利益を守る”ためとする説明では，集団に血縁関係が存在しない限り成立しがたく，やはり雌と誤認しての行動であろう．

Figs. 8－1，8－2，Fig. 9，Fig. 11 に示した侵入個体に対する反応性の低下は，フタスジチョウでのホシミスジへの誤認追飛の場合においても同様に観察されているが（田下，1987），侵入個体に対する刺激の違いを認識し，行動形態を変化させたという点では学習によっている可能性がある．

蝶類の配偶様式については，雌を見つけ出すのに雄がランダムに見回すか（面），一定の線上から見回すか（線），一点から見回すか（点）の違いだけで連続しており，本質的には変わりはない（したがって，探索型の場合でも他個体の追飛がある）と思われるが，一般的には，待ち伏せ型（waiting type）と探索型（patrolling type）に大別されている．SUZUKI（1981）は，この2型の決定理由として①生息密度と②羽化場所での交尾可能性の有無を掲げている．②が雌の生息密度に影響されると考えると，①に重複する部分もあると思われる．待ち伏せ型の配偶様式が成立するのは，生息密度が低く，羽化場所での交尾可能性が少ない場合であるが，待ち伏せ型であるアオバセセリの場合(配偶様式を2大別した場合，アオバセセリは一定の時間帯に一定の空間を占有し，雌の飛来を待っていることから待ち伏せ型とする方が妥当と思われる），広域にわたる分散性が報告されている（福田他，1984）ことから，雌の生息密度は低いものと思われる．

田下（1990）が葛山山頂で観察した種類（アオスジアゲハ，*Graphium sarpedon* (LINNAEUS)を除く）について，配偶様式と成虫の飛翔速度との関係を Table 1 に示したが，探索型と比較して待ち伏せ型の方が飛翔速度が速く，とりわけアオバセセリやアオスジアゲハのように継続飛翔型で空間を占有する種は，より速い傾向が示された．飛翔速度は，あるいは，分散速度→低密度とも結び付くものとも考えられるが，移動速度の速い個体(特に雌)を捕らえるには，待ち伏せをした方が低コストで雌を獲得することができるのではないだろうか．また，アオバセセリのように特に飛翔速度の速い種類は，飛翔型の待ち伏せにより常にウオーミングアップすることで効果的に雌に追尾することができるものと思われる．

生方（1987）は，カラカネトンボ，*Cordulia aenea amurensis* SELYS 雄の占有行動についての観察から，探雌行動を最も単純化した場合(競争者がいない場合)のパトロールレンジのモデルを提出している．ある一定範囲の往復パトロールが最大の交尾効率を与えるためには，

$$D > (\sqrt{2}-1)\ CV$$

ここで，D：雄の視界

C：雌の滞在時間

V：雄の飛翔速度

が成立すれば十分であり，雌の滞在時間が短く（雌の飛翔速度が速い），雄の飛翔速度が遅い場合に進化し

Table 2. Comparison of patrolling type with waiting type in mate-searching behaviour.

	探索型 patrolling type	待ち伏せ型 waiting type
生息密度	大 パッチ状，集中分布	小 分散，広域分布
羽化場所での 交尾の可否	可	不可
飛翔速度 （特に雌）	小	大

やすいことが示されている．アオバセセリの場合では，雌の飛翔速度が極めて速く，占有領域内での滞在時間が非常に短いことから，飛翔-待ち伏せ型の占有行動が発達したのだろう（Table 2）．

寒冷な地域に分布する種は，体温の上昇に役立てるために探索型が進化しやすいとされているが（鈴木，1988），アオバセセリの占有行動では，常に飛翔しているにもかかわらず，低温の場合には占有行動を一時完全に中止して静止行動（日光浴と思われる）に移ったことからも，飛翔が体温の上昇に役立つとは一概に言えない面があると思われる．

最後に，アオバセセリにおいては，長時間侵入個体がいない場合に，空間への定位が不安定になる傾向が認められ，山頂占有はある意味で同種類の個体がその場にいることの確認のために利用されていることも考えられる．同種類の雄が生息する場所には，必ず雌がいることの信号を山頂占有行動から得ているのではないだろうか．

引 用 文 献

DAVIES, N. B., 1976. Territorial deffence in the speckled wood butterfly (*Pararge aegeria*): the resident always wins. *Anim. Behav.* **26**: 138-147.

福田晴夫，1962．タテハモドキの成虫の“なわばり”について．*Satsuma* **10**: 70-86.

————・久保快哉・葛谷健・高橋昭・高橋真弓・田中蕃・若林守男，1975．原色日本昆虫生態図鑑，**3**: 86．保育社，大阪．

————・浜栄一・葛谷健・高橋昭・高橋真弓・田中蕃・田中洋・若林守男・渡辺康之，1984．原色日本蝶類生態図鑑，**4**: 209-213．保育社，大阪．

————・高橋真弓，1988．蝶の生態と観察：44-58．築地書館，東京．

浜栄一，1987．テリトリーがあったコムラサキの雌．まつむし (73): 7-11.

————，1988．コムラサキ～長野市犀川の特異集団～．日本の生物 **2** (3): 41-46.

長谷川政美・種村正美，1986．なわばりの生態学：38-42．東海大学出版会，東京．

HOWARD, H. E., 1920. *Territory in Bird Life.* William Collins, London.

磯部浩，1980．キアゲハの山頂占有性についての考察．わたしたちの自然史 **5**: 18-21.

KREBS, J. R. & N. B. DAVIES, 1981. 山岸哲・上田恵介・城田安幸（訳），1984．行動生態学を学ぶ人に：146-160．蒼樹書房，東京．

MAYNARD SMITH, J., 1976. Evolution and the theory of games. *Amer. Sci.* **64**: 41-45.

中西元男，1975．アカタテハの“なわばり”行動に関する断片的な観察．ひらくら (19): 18-20.

NOBLE, G. K., 1939. The role of dominance in the social life of birds. *Auk* **56**: 263-273.

里中正紀，1990．スミナガシの雌に見られた「占有行動」．蝶研フィールド **2** (47): 18-19.

SUZUKI, Y., 1976. So-called territorial behaviour of the Small Copper, *Lycaena phlaeas daimio* SEITZ (Lepidoptera, Lycaenidae). *Kontyû, Tokyo* **44**: 193-204.

鈴木芳人，1981．チョウの配偶行動に対する2つのアプローチ—ヤマトシジミを中心に．昆虫と自然 **16** (4): 8-12.

————，1988．蝶の配偶様式の進化．日本鱗翅学会特別報告 **6**: 301-321.

高橋真弓，1973．キマダラヒカゲ属2種の占有行動における静止位置について．駿河の昆虫 (81): 2366-2370.

田下昌志，1987．木曽谷におけるフタスジチョウ亜属2種の観察（2）～攻撃?好意?～．まつむし (74): 28-33.

————，1990．長野市葛山にて山頂占有性を示す蝶類．可良古留無 8 (21): 8-11.

生方秀紀，1987．雄密度に応じた縄ばり行動の切り替え．東和敬他，トンボの繁殖システムと社会構造：63-107．東京大学出版会，東京．

渡辺道人，1988．蝶類の成虫のナワバリについて．日本鱗翅学会特別報告 **6**: 273-299.

Summary

1. Hill-topping behaviour of the Indian Awlking, *Choaspes benjaminii japonica* (MURRAY), was observed in 13 days during May – August, 1988 – 1990, around the top of Mt. Kazura (alt. 812 m) in Nagano, central Japan.

2. The adults stayed the hilltop during 12:00 – 16:00 h in the 1st brood (overwintered generation) or 14:30 – 17:30 h in the 2nd one (the 1st generation). They stopped flying and disappeared from the hilltop in response to the decrease of ambient temperature and light intensity, especially in the 1st brood.

3. The male continuously flew about near the trees in circle within an area of 3 – 23 m^2. The area was slightly larger in the flesh males than in the dirty ones. Flying males spaced out the circular flight areas with each other. However, the area was not a territory because no territorial defence was observed.

4. The circular flight of males is possibly mate-searching behaviour, because one successful copulation was observed within a circular flight area.

5. A flying male chased not only a conspecific individual but also a butterfly of other species, a moth, a coleopteran, a bird, a leaf and so on.

6. A flying male chased a conspecific individual for a long time out of its circular flight area, by spiral flight, one-sided descending flight and intensive chasing. The duration of chasing decreased according to the time passing : it was roughly 40 sec at the beginning but 10 – 20 sec at the end of hill-topping time. When a flying male chased a territorial nymphalid (*e. g. Dichorragia nesimachus*), chasing was followed by spiral flight, while short spiral flight or chasing were observed in other cases.

7. In the 1st brood, an adult flew actively above 19 ℃, but perched on a leaf below 19 ℃. Perching duration was shorter on upper side of a leaf (mean = 13.5 sec, n = 119) than on underside (mean = 484.8 sec, n = 6). It fluttered frequently on underside of a leaf. Perching males hardly chased other individuals flying into circular flight areas. Thus, perching behaviour is not mate-searching behaviour but a kind of basking to increase the body temperature.

8. I suggest "continuously flying type" mate-locating strategy of the Indian Awlking is advantageous for catching females which flutter very fast.

9. According to SUZUKI (1986), the type of mate-locating strategies in butterflies are decided by 1) the population density, and 2) possibility of copulation at the emergense site of females. I suggest 3) the speed of fluttering is another factor which decides the mate-locating strategy.

(Accepted April 9, 1991)

Published by the Lepidopterological Society of Japan, c/o Ogata Hospital, 2-17, Imabashi 3-chome, Chuo-ku, Osaka, 541 Japan